Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (*Mus musculus domesticus* Rutty)

II. Vergleichende Betrachtungen der Parental- und Filialgenerationen

Von M. W. Schäfer

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 5. 11. 1981

Abstract

Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (Mus musculus domesticus Rutty). II. Comparative investigations of different generations

Tested were white and grey strains of house mice kept under similar laboratory conditions demonstrating significant differences in their exploratory and escaping behaviour under "open-field" – conditions.

The behavioral strategies of the grey individuals still included distinctive changes from sitting and hiding to fast movements and jumping, expressing adaptations to natural conditions. The white strain lost the ability of effective escaping tendencies demonstrating phases of movement in continuity.

The hybrids of the F_1- and F_2-generations showed behavioral patterns of both parents in opposite combinations; although, however, some results pointed out a certain "dominant" influence of "wild" behaviour, i.e. the F_1-hybrids especially appeared to be more equal to the grey parents, a fixed combination between coat colour and behaviour could not be found.

The differences between white and grey parents are interpreted as results of different times – and therefore different genetic patterns! – of inbred conditions which are resulting in decreasing avoidance strategies in the albinos.

Hybrid-generations are containing individuals of "mixed" types combining parameters of the parental generations with much more variability than fixed relations to their origin (combination of parental sexes) and coat colours. Therefore, parameters of exploration and neophobia are accepted as expressions of genetic effects but, based on a differenciated analysis of hybrid-behaviour, the interpretation of "wildness" as an outcome of some dominant genes is rejected.

Einleitung

Verschiedene Stämme der Hausmaus (NMRI-Albinos, graue „Wildformen") aus identischen Haltungsbedingungen zeigen auf einer weitgehend deckungslosen Lauffläche („open-field") deutliche quantitative Unterschiede in ihrem Explorationsverhalten (Schäfer 1982). In der vorliegenden Arbeit wird das Verhalten von F_1-Hybriden aus reziproken Kreuzungsansätzen beider Stämme sowie von F_2-Hybriden aus Kreuzungen der ersten Filialgenerationen unter dem Aspekt genetischer Grundlagen vergleichend geprüft.

Zur Methodik der Verhaltensaufnahme und zur Klassifizierung der abgekürzt aufgeführten Verhaltensparameter siehe Teil I, Kap. „Material und Methode"

Ergebnisse

„Erstarrtes Sitzen" und „klebendes Laufen"

Zwei gut abgrenzbare Verhaltensweisen sind das „erstarrte Sitzen", ein bewegungsloses Verharren in relativ beliebiger Körperstellung und das „klebende Laufen", eine zögernde,

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4704-0220 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 47 (1982) 220–230

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

mit Schnuppern und starker Körperstreckung einhergehende Fortbewegungsart. Bereits qualitativ sind die beiden Parentalstämme „weiß" und „grau" nach Auftreten dieser beiden Verhaltensformen trennbar: Weiße Tiere *(w, w')* zeigen nie erstarrtes Sitzen, graue *(g, g')* nie klebendes Laufen.

Prüft man nun jeweils den prozentualen Anteil der Individuen, die in den Filialgenerationen die genannten Verhaltensweisen zeigen, so lassen sich Hinweise auf Beziehungen zur Fellfärbung, zum Geschlecht der Elterntiere oder zum Heterozygotiegrad in der Parentalgeneration entnehmen. So liegt der Anteil erstarrt sitzender Individuen der F_1 bei Tieren mit grauer Mutter *(F_1 [g])* höher als bei solchen mit weißer *(F_1 [w])*, graue wie weiße Tiere der F_2 *(gF_2, wF_2)* mit dieser Verhaltensweise sind auffindbar, der Anteil grauer Individuen ist jedoch in beiden Fällen größer (Abb. 1B).

„Klebendes Laufen" findet sich unabhängig von der Kombination der Elterntiere jeweils etwa nur bei 10 % der F_1, in der F_2 liegt der Anteil bei weißen wie grauen Tieren mit weißer Großmutter (im folgenden als *wF_2[w]* und *gF_2[w]* bezeichnet) höher als bei den Gruppen wF_2 und gF_2 mit grauer Großmutter. In jedem Fall scheint auch die Fellfärbung additiv Wirkung zu zeigen: So finden sich mehr Tiere der *F_2(w)* mit „klebendem Laufen" als solche der *F_2(g)*, jedoch liegt der Anteil der *wF_2(w)* wie auch der *wF_2(g)* jeweils höher als der der zugehörigen grauen Tiere *gF_2(w)* und *gF_2(g)*. Ein Summationseffekt kann dahingehend vermutet werden, daß von den Tieren der *wF_2(w)* 2/3, von jenen der *gF_2(g)* jedoch nur etwa 1/20 „klebendes Laufen" zeigen (Abb. 1B).

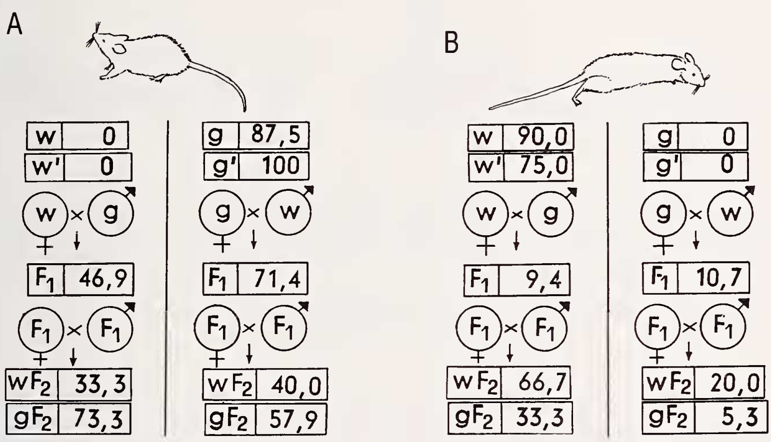


Abb. 1. Prozentuale Anteile an Individuen verschiedener Gruppen und Generationen, die „erstarrtes Sitzen" (A) und „klebendes Laufen" (B) zeigen. Die jeweils linken Spalten geben die Verteilungen aus der Kreuzung weißer Weibchen mit grauen Männchen wieder, die rechten Spalten den reziproken Ansatz. *w'* und *g'* repräsentieren transplantierte Individuen, *wF_2* und *gF_2* weiße bzw. graue Tiere der zweiten Filialgeneration. (Stichprobenumfänge entspr. Tab. 1, Schäfer 1982)

Vergleich der Parentalgenerationen *w* und *g* mit den Filialgenerationen F_1 und F_2

In den Abb. 2 und 3 sind die Ergebnisse eines relativ pauschalen Vergleichs aufgeführt, der die Werte der Gruppen *w* und *g* sowie der gesamten F_1 *(F_1[w] + F_1[g])* und der gesamten F_2 *(wF_2[w] + gF_2[w] + wF_2[g] + gF_2[g])* umfaßt.

Pro Vierergruppe wurde auf signifikante Unterschiede mittels des H-Tests (Kruskal und Wallis, modifiziert nach Raatz 1966) geprüft, im Falle eines signifikanten *H*-Wertes wurde paarweise der Vergleich nach Nemenyi (in Sachs 1978) angewandt; Signifikanzniveau 0,01.

Die zusammenfassende Wertung der statistischen Vergleichsverfahren innerhalb der Vierergruppen sowie paarweiser Vergleiche ergibt im einzelnen folgendes Bild:

Für die Parameter *a.B.*, *t/a.B.* und *t/i.B.* sowie „Urin“ sind keine Unterschiede sicherbar.

Für die Gruppen *w* und *g* sind in sieben Fällen paarweisen Vergleichs keine Unterschiede sicherbar.

Signifikant größere Anteile zeigen die weißen Tiere bei „Schnuppern” und „Putzen“ *(t/Sch, t/P; Sch/Akt, P/Akt)*, auch erreicht die aktiv verbrachte Zeit höhere Werte (*Akt*), die mittlere Dauer *t/Akt* ist allerdings nicht von jener der grauen Tiere signifikant verschieden, da offenkundig die weißen Individuen eine größere Anzahl aktiver Verhaltensweisen zeigen. Umgekehrt sitzen die grauen Mäuse mehr und länger (*Sit* und *t/Sit*, Abb. 2 und 3), wodurch die mittlere Dauer der gesamten Verhaltensweisen größer wird (*t/Ges*, Abb. 3). Auch nimmt dadurch der Anteil der Bewegungen an der verbleibenden aktiven Zeit genauso zu wie die Zahl überlaufener Felder der Versuchsfläche während der Aktivität *(Bew/Akt* und *F/akt.min)*. Schließlich nehmen Aktivitäten am Becher *(a.B./Akt)* ebenfalls einen größeren Anteil ein. Besonders zu betonen ist die hohe Sprungaktivität der grauen Tiere (Abb. 3), während die weißen fast nie springen (ein Tier einmal).

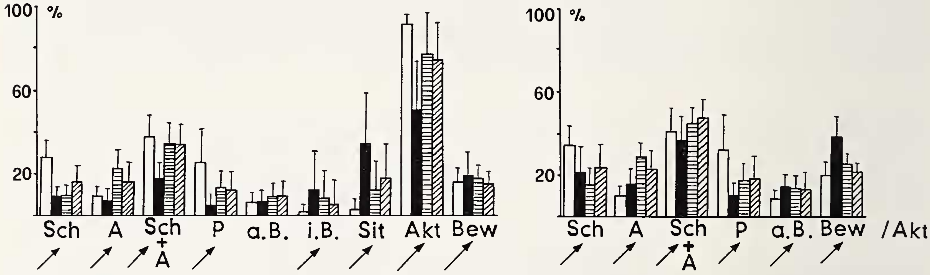


Abb. 2. Vergleich der Gruppen *w* (weiße Säulen), *g* (schwarze Säulen), F_1 (waagerechte Schraffur) und F_2 (Schrägschraffur) bezüglich der Dauer verschiedener Verhaltensweisen, aufgetragen als mittlerer Prozentwert mit Standardabweichung der Gesamtbeobachtungszeit (linkes Diagramm) und bezüglich der Dauer als mittlerer prozentualer Anteil der Aktivitätszeit (rechtes Diagramm). Die Existenz signifikanter Unterschiede innerhalb der jeweiligen Vierergruppen wird pro Verhaltensparameter durch einen Pfeil gekennzeichnet. Weitere Erläuterungen im Text sowie im Kapitel Material und Methode, SCHÄFER 1982

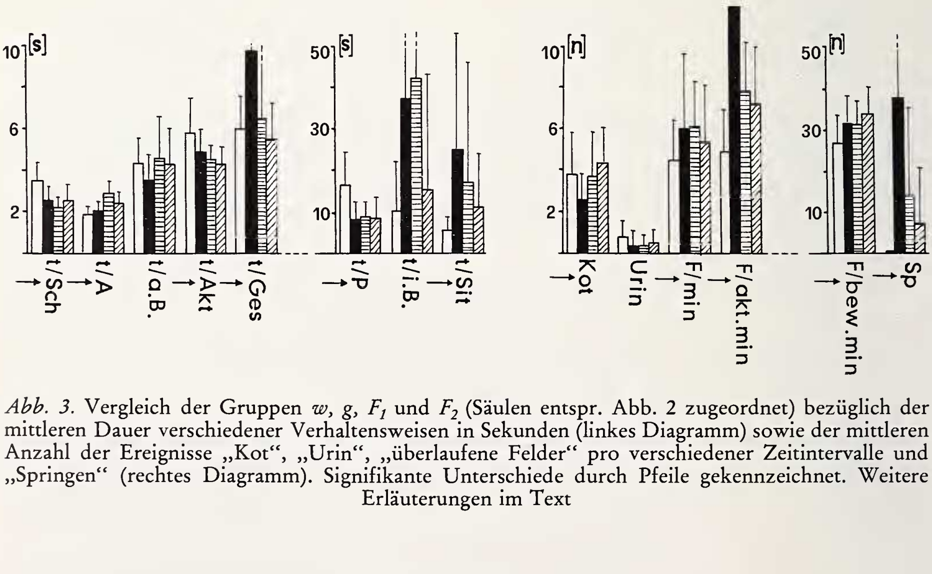


Abb. 3. Vergleich der Gruppen *w, g*, F_1 und F_2 (Säulen entspr. Abb. 2 zugeordnet) bezüglich der mittleren Dauer verschiedener Verhaltensweisen in Sekunden (linkes Diagramm) sowie der mittleren Anzahl der Ereignisse „Kot“, „Urin“, „überlaufene Felder“ pro verschiedener Zeitintervalle und „Springen“ (rechtes Diagramm). Signifikante Unterschiede durch Pfeile gekennzeichnet. Weitere Erläuterungen im Text

Setzt man die mittlere Dauer der Aktivität ins Verhältnis zur Dauer der gesamten Verhaltensweisen, so ergibt sich für *w*: $t/Akt : t/Ges = 0{,}98$, für *g*: 0,49. Die aktiven Verhaltensweisen dauern also bei den weißen Tieren etwa genauso lang wie die inaktiven, bei den grauen sind letztere deutlich länger.

Weiße Mäuse putzen sich mehr, schnuppern mehr und sind insgesamt weniger mobil als graue Tiere, diese verbringen einen größeren Teil der Beobachtungszeit bewegungslos, zeigen jedoch größere Mobilität in den verbleibenden aktiven Phasen. Die beiden Parentalgenerationen sind damit deutlich im Explorationsverhalten unterscheidbar. Hinweise auf eine genetische Basis dieser Befunde sollten den Daten der Filialgenerationen entnommen werden können.

Aus den in Abb. 2 und 3 dargestellten Daten ergeben sich unter Anwendung des *H*-Testes lediglich Hinweise auf mögliche signifikante Unterschiede innerhalb der Vierergruppe $w - g - F_1 - F_2$, der sich anschließende paarweise Vergleich läßt eine Gruppierung der Befunde aller jeweils signifikanten Unterschiede wie folgt zu:

1. *w* und *g* sind unterschiedlich, F_1 und F_2 sind voneinander und von einer der Parentalgenerationen nicht unterscheidbar. Dies gilt zum einen für *P/Akt*, *t/Sch* und *t/P*, wo die Filialgenerationen nicht voneinander und nicht von *g* zu unterscheiden sind und ihre Werte einheitlich unter denen der weißen Tiere liegen; es gilt also:

$$(F_1 = F_2 = g) < w.$$

   Umgekehrt gilt für Springen: $(F_1 = F_2 = g) > w$.
   Für $Sch + A$ gilt: $(F_1 = F_2 = w) > g$, für *t/Ges* und *a.B./Akt*: $(F_1 = F_2 = w) < g$, und mit Einschränkung für *t/Akt*: $F_1 = F_2 = g < w$ bzw. für *F/bew.min*: $F_1 = F_2 = g > w$.
2. *w* und *g* sind unterschiedlich, F_1 gleicht einer Parentalgeneration, F_2 liegt wertemäßig dazwischen; dies gilt für *Sch*: $w > (g = F_1 < F_2)$, für *t/Sit*: $w < (g = F_1 > F_2)$, allerdings sind hier F_1 und F_2 nicht signifikant trennbar, und schließlich mit einer gewissen Abweichung für *Bew/Akt*: $g > (w = F_2 < F_1 = F_2)$, d.h. die F_1-Werte liegen zwar zwischen jenen der grauen und weißen Tiere, allerdings ist die F_2, zwischen *w* und *g* liegend, von F_1 nicht signifikant trennbar und auch nicht von *w*!
3. *w* und *g* sind unterschiedlich, die Filialgenerationen liegen mit ± mittleren Werten zwischen den Eltern; entsprechend gilt für *P* und *Akt*: $w > F_1 = F_2 > g$ und für *Sit* und *F/akt.min.*: $w < F_1 = F_2 < g$.
4. *w* und *g* sind relativ gleich, in den Filialgenerationen treten stärkere Merkmalsausprägungen auf. So gilt für $A : w = g < F_1 = F_2$, für *A/Akt* und *t/A*: $w = g < F_1 > F_2$.

Schließlich gilt für die Parameter $Sch + A/Akt$ und „Kot", daß *w*, *g* und F_1 nicht voneinander sicherbar sind, auch F_1 und F_2 nicht, wohl aber F_2 signifikant größere Werte zeigt als *g*, und für *Sch/Akt*, daß die weißen Tiere mehr schnuppern als *g* und F_1, allerdings nicht signifikant trennbar von F_2 sind, die wiederum einen größeren Wert zeigt als *g* und F_1.

Datenverteilungen der Filialgenerationen

Sicherbare Unterschiede zwischen $F_1(w)$ und $F_1(g)$ sind geeignet, mögliche Beziehungen zur Kombination der Elterntiere zu liefern, wobei mit dem *U*-Test (in MÜHLENBERG 1976 und SACHS 1978) für $p < 0{,}01$ geprüft wurde. In der vorliegenden Stichprobe sind die F_1-Hybriden weißer Mütter durch eine höhere „Schnupperrate" ausgezeichnet. D.h. gegenüber $F_1(g)$ haben die Parameter *Sch*, $Sch + A$, *Sch/Akt* und $Sch + A/Akt$ den höheren Anteil, entsprechend der längeren Dauer einer „Schnupperfolge" *(t/Sch)*. Gleichsinnig verhalten sich die mobilitätsbezogenen Parameter *Bew*, *Bew/Akt*, *F/min*, *F/akt.min* und *F/bew.min*, die alle jene der $F_1(g)$ übertreffen.

Auch in der F_2 finden sich für „Bewegung" und überlaufene Felder (*Bew*, *Bew/Akt* und *F/min*) die größeren Werte bei den von weißen Weibchen abstammenden Tieren $(F_2[w])$. Die $F_2(g)$ liefert hingegen größere Werte für Putzen als Aktivitätsanteil *(P/Akt)* und für

Sitzen (*t/Sit*). Unter Berücksichtigung zunehmender Heterozygotie der Hybriden und möglicher Heterozygotie der Eltern müssen mögliche Hinweise auf eine „Geschlechtskopplung" (besser heterosomaler Einfluß) spärlich und widersprüchlich erscheinen.

Sicherbare Unterschiede zwischen wF_2 und gF_2 (*U*-Test) prüfen abstammungsunabhängig die Beziehungen zwischen Fellfarbe und Verhalten, also eine mögliche Albinismuskopplung: Es ergibt sich eine höhere Schnupperrate *(Sch)* der weißen Tiere, sowie eine unterschiedliche, allerdings so nicht sicherbare Anzahl der Sprünge *(Sp)*. Eine Sichtung der Individuen ergab, daß 37 % der Tiere der gF_2 nicht sprangen, bei wF_2 sprangen 57 % der Tiere nicht. Der unterschiedliche Anteil dieser „Null-Ereignisse" in den beiden Gruppen ist nach LACHENBRUCH (1976) mit $p < 0{,}01$ signifikant $(L = 9{,}47 > 9{,}21 = \chi^2)$, die grauen Tiere der F_2 sind also „sprungfreudiger".

Damit sind lediglich zwei Parameter zwischen wF_2 und gF_2 sicherbar, Verhaltensweisen, die in stärkerer Differenz zwischen den Parentalgenerationen ganz entsprechend ausgeprägt sind.

Eine quasi kombinierte Aufschlüsselung der F_2 kann schließlich nach Abstammung und Fellfärbung vorgenommen werden: $wF_2(w)$, $gF_2(w)$, $wF_2(g)$ und $gF_2(g)$. Die Prüfung auf Signifikanz auftretender Unterschiede innerhalb der genannten Caseergruppe liefert zwar in vier Fällen (lediglich!) statistisch begründbare Aussagen (*H*-Test), und zwar bezüglich Schnuppern *(Sch)*, mittlere Sitzdauer *(t/Sit)*, Bewegungsdauer *(Bew)* und Aktivitätsanteil *(Bew/Akt)*. Insgesamt folgen jedoch die Datenverteilungen der Verhaltensparameter nicht jener groben Einteilung der zweiten Filialgeneration nach Abstammung und Fellfarbe, vielmehr nehmen die auftretenden „widersprüchlichen Kopplungen" gegenüber den Unterschieden zwischen den Parentalgenerationen den größten Werteanteil ein.

Tabelle 1 faßt die sicherbaren Unterschiede in den Datenverteilungen der Filialgenerationen zusammen.

Diskussion

Ausgangspunkte und Begründung der vorgenommenen Verhaltensprüfungen an Filialgenerationen reziproker Kreuzungsansätze weißer und grauer Hausmäuse ergaben sich zunächst aus dem Nachweis deutlicher Unterschiede in den Explorationsstrategien der Parentalstämme und weiterhin aus der nachgewiesenen Bedeutungslosigkeit von Aufzuchtbedingungen und sozialem Umfeld (SCHÄFER 1982).

Neben postnatalen Umwelteinflüssen sind weiterhin Faktoren der Ontogenie als mögliche Einwirkungen der „Umwelt" des Uterus auf die Ausdifferenzierung körperlicher wie verhaltensphysiologischer Eigenschaften zu bedenken. Zweifellos wurden diese Einflüsse oft unterschätzt bzw. nur im Falle aufgetretener Mißbildungen, die die Ausprägung genetisch „intakter" Programme verhinderten oder modifizierten, beachtet. Tatsächlich sind jedoch bis hinaus zum Menschen morphologische wie psychologische Folgen pränataler Entwicklungsbedingungen z. B. bei der Ausbildung der Geschlechtsidentität zu berücksichtigen (MONEY und EHRHARDT 1975). Neben anderen, später darzustellenden Befunden, sind bezüglich der Verhaltensmuster „erstarrtes Sitzen" und „klebendes Laufen" Unterschiede auffindbar, die neben pauschaler Korrelation zur Pigmentierung auch solche zur Herkunft, vereinfacht zur Fellfarbe der Eltern bzw. Großeltern in reziproker Geschlechtskombination erkennen lassen könnten. Vergleiche der Filialgenerationen $F_1(w)$ und $F_1(g)$ sind zwar nicht geeignet, Aussagen über postnatale Einflüsse zu machen, da bis zur Entwöhnung beide Elternteile anwesend waren. Der Vergleich solcher Generationen aus reziproken Kreuzungsansätzen kann jedoch zur Prüfung pränataler Einflüsse im Sinne „geschlechtsgekoppelter" (besser heterosomal fixierter) Vererbung herangezogen werden (siehe auch BROADHURST 1961). Voraussetzungen sind der Nachweis der Bedeutungslosigkeit postnataler Einwirkungen (s. Transplantationen) und das Fehlen geschlechtsspezifischer Verhaltensunterschiede. Tatsächlich unterscheiden sich Weibchen und Männchen

Tabelle 1

Beispiele zur Datenverteilung in den Filialgenerationen

Aufgeführt sind jene Parameterwerte, die im paarweisen Vergleich signifikante Unterschiede aufweisen. Nähere Erläuterungen s. Text bzw. Kap. Material und Methode, Schäfer 1982

				Parameter		
Gruppe	n	Sch	Sch+A	Bew.	Sch/Akt	Sch+A/Akt
$F_1(w)$	32	12,8 ± 4,7	37,0 ± 10,2	20,6 ± 5,6	16,6 ± 6,1	46,5 ± 7,6
$F_1(g)$	28	9,8 ± 2,9	32,3 ± 10,2	17,3 ± 5,1	14,7 ± 9,5	43,2 ± 7,5
		Bew/Akt	t/Sch	F/min	F/akt.min	F/bew.min
$F_1(w)$	32	26,1 ± 5,8	2,3 ± 0,4	6,9 ± 2,2	8,8 ± 2,2	33,5 ± 4,1
$F_1(g)$	28	23,1 ± 4,4	2,0 ± 0,5	5,1 ± 1,9	6,8 ± 1,8	29,3 ± 5,8
		Bew	P/Akt	Bew/Akt	t/Sit	F/min
$F_2(w)$	48	17,8 ± 5,8	14,8 ± 9,2	22,7 ± 4,7	9,1 ± 10,8	6,1 ± 3,0
$F_2(g)$	29	12,4 ± 4,2	22,5 ± 12,7	18,1 ± 4,9	16,2 ± 14,9	4,3 ± 1,8
		Sch	Sp			
wF_2	28	20,8 ± 7,8	2,3 ± 4,3	–	–	–
gF_2	49	15,0 ± 5,6	9,5 ± 15,9			
		Bew				
$gF_2(w)$	30	17,8 ± 5,4	–	–	–	
$gF_2(g)$	19	12,2 ± 4,5				
		Bew/Akt				
$gF_2(w)$	30	23,5 ± 4,3	–	–	–	
$wF_2(g)$	10	17,2 ± 4,2				

(gleicher Gruppen, *w* oder *g*) im open-field-Verhalten nicht. Die Tatsache, daß bei den $F_1(w)$-Hybriden eine weiße Mutter bis zur Entwöhnung anwesend war, im Falle der $F_1(g)$ jedoch ein weißer Vater ist deshalb nicht von Belang. Liegen also verhaltensrelevante Genomanteile ganz oder zu einem Teil auf dem weiblichen Geschlechtschromosom, so sollten die Nachkommen mehr ihren Müttern ähneln. Die heterosomale Fixierung kann jedoch nur als wahrscheinlich gelten, wenn uterusspezifische Einflüsse auf den Keim ausgeschlossen wurden. Hierbei kommt erschwerend der notwendig höhere Heterozygotiegrad der Hybriden gegenüber ihren Eltern hinzu. Dieses Problem versuchten Defries et al. (1967) durch die Transplantation von Ovarien ingezüchteter Spender in hybride Empfänger zu lösen. Als Ergebnis entstanden so ingezüchtete Nachkommen, die von Hybrid-Müttern ausgetragen wurden und deren open-field-Verhalten mit dem ingezüchteter Nachkommen, die von ihren genetischen Müttern geboren worden waren, verglichen werden konnte. Es ergaben sich in keinem Fall Hinweise darauf, daß prä- oder postnatale, durch die Mutter erzeugte Effekte das Verhalten beeinflußten. In diesem Sinne könnte man bezüglich in dieser Arbeit aufgefundener Unterschiede zwischen Nachkommen reziproker Kreuzungsansätze der Deutung als heterosomal fixierter Vererbung den Vorzug geben. Dabei ist selbstverständlich nicht an die „klassischen" Beispiele geschlechtsgebundener Vererbung gedacht, die ja auf der Basis zweier Allele (z. B. „gesund" und „Bluter") die Gültigkeit Mendelscher Regeln lehrbuchhaft demonstrieren. Es sollte lediglich herausgestellt werden, daß die reziproke Gruppierung weißer und grauer Elternteile zuordbare unterschiedliche Merkmalsverteilungen in der F_1 und/oder F_2 bewirken kann, wobei

natürlich der Heterozygotiegrad von Filialgeneration zu Filialgeneration ansteigt und mangelnde Homozygotie schon für die Parentalgenerationen der weißen und ganz besonders der grauen Tiere zu berücksichtigen ist. So steht zwar fest, daß Tiere der Gruppe *w* niemals „erstarrt sitzen" und Tiere der Gruppe g niemals „klebend laufen", das heißt jedoch umgekehrt nicht, daß diese Eigenschaften bei sämtlichen Individuen der jeweils anderen Gruppe (also 100 %) vorhanden wären. Auch ist keine Aussage darüber möglich, welche Allel-Anzahlen und -Kombinationen letztlich die phänotypische Ausprägung bedingen und wie sich diese bei F_1- und F_2-Heterozygotie durchzusetzen vermögen. So ist der Nachweis abstammungsspezifischer Einflüsse bezüglich der Parentalgenerationen (neben solchen der Pigmentierung) zwar anhand der Befunde der Abb. 1A und B in Erwägung zu ziehen, nicht jedoch die Isolation einfach „mendelnder" Erbgänge. Für *Rattus norvegicus* wurde übrigens eine an die Geschlechtschromosomen gekoppelte Vererbung bezüglich des open-field-Verhaltens von wilden und Labor-Ratten in reziproker Kreuzung weitgehend ausgeschlossen (Price und Loomis 1973).

Offenbar erweist sich, daß der Homozygotie-Grad beider Parentalgenerationen für die gemessenen Verhaltensparameter nicht eindeutig festlegbar ist; das Ziel der vorliegenden Untersuchung wird primär durch die Frage des wahrscheinlichen Nachweises erbgebundener Verhaltensweisen bestimmt und nicht durch die Aufdeckung von Erbgängen, die erst im zweiten Schritt, aufbauend auf wahrscheinlicher Genomfixierung zu erfolgen hat. Der Homozygotiegrad bezüglich der Pigmentierung (grau versus Albino) liegt jedoch eindeutig fest. Die Frage, ob Verhaltensweisen in Kopplung entsprechend vorliegen, also analog der dominant-rezessiven „grau-weiß-Vererbung", muß jedoch weitgehend verneint werden, da mit zunehmender Hybridisierung widersprüchliche Kombinationen (z. B. weiße Tiere mit erstarrtem Sitzen und höherer Sprungrate) auftreten, also zunehmend auch Austauschprozesse und Aufhebungen möglicher Kopplung erreicht werden.

Auch für die in Abb. 1 dargestellten Abhängigkeiten zwischen reziproken Elternkombinationen und ungleichen Merkmalskombinationen der Hybriden können alternativ ungleiche (und unbekannte) Homozygotiegrade der Parentalindividuen verantwortlich gemacht werden: Da z. B. weiße Tiere der Parentalgeneration niemals „erstarrt sitzen", graue jedoch überwiegend, können u. a. folgende Gen-Beziehungen hypothetisch formuliert werden:

1. „Erstarrtes Sitzen" wird durch ein dominantes Gen *E* bedingt, Tiere ohne diese Eigenschaften sind homozygot rezessiv *(ee)*. Da die Tiere der F_1 nicht alle „erstarrt sitzen", müssen heterozygote graue Tiere *(Ee)* in der Parentalgeneration vorhanden gewesen sein, und zwar neben homozygoten Individuen *(EE)*.

2a. Aus $P = ee \times EE$ entsteht die F_1 einheitlich als *Ee*, 100 % der Individuen „sitzen erstarrt", die F_2 (aus $F_1 \times F_1 = Ee \times Ee$) liefert zu 75 % „erstarrt sitzende" Tiere *(Ee* und *EE)* und zu 25 % Tiere ohne diese Eigenschaft *(ee)*.

2b. Aus $P = ee \times Ee$ entsteht die F_1 uneinheitlich als *Ee* (50 %) und *ee* (50 %), die F_2 kann zu 100 % nicht „erstarrt sitzen" *(ee* aus $F_1 \times F_1 = ee \times ee$) oder zu 50 % „erstarrt sitzen" *(Ee* neben *ee* aus $F_1 \times F_1 = Ee \times ee$) oder schließlich zu 75 % „erstarrt sitzen" *(Ee* und *EE* neben *ee* aus $F_1 \times F_1 = Ee \times Ee$).

Da nun aus laufenden Zuchten jeweils Stichproben der einzelnen Gruppen und Generationen entnommen wurden, muß bezüglich der jeweils vorhandenen Parentalgenerationen mit unterschiedlichen Genotypen in verschiedenen Kombinationen gerechnet werden. Es läßt sich dann leicht ableiten, daß die in Abb. 1 dargestellten Unterschiede lediglich Folgen dieser unterschiedlichen Kombinationen sind, wobei die Annahme eines dominanten Gens für „erstarrtes Sitzen" natürlich ohne weiteres als Simplifizierung abgetan werden könnte. Für die Werteverteilungen des „klebenden Laufens" sind analoge Betrachtungen anzustellen. Gewichtig erscheint dennoch, daß die Pigmentierung in der F_2 jeweils die Wichtung der Merkmalsausprägungen parentalkonfom verschiebt (weiße Tiere in jeder F_2 enthalten weniger „erstarrt sitzende" und mehr „klebend laufende" Individuen als ihre grauen

Geschwister), eine strenge Kopplung mit der Pigmentierung ist jedoch eindeutig abzulehnen.

Zur Problematik möglicher Kopplungen zwischen Verhaltensmustern, maternalen Effekten und/oder Albinismus sei ergänzend auf weitere Befunde hingewiesen. In der F_1 ermittelbare Unterschiede könnten bei fünf Parametern auf maternale Einflüsse hindeuten, wobei diese Parameter sämtlich das Schnuppern betreffen. Fünf andere Meßwerte bezüglich der Bewegungsaktivität stehen dem jedoch entgegen. In der F_2 schließlich ergibt sich eine positive Korrelation zu deren Großmüttern in nur einem Fall. In vier anderen Vergleichsmöglichkeiten ist das Resultat negativ. Auf die möglichen Beziehungen von mangelnder Homozygotie und entsprechenden (scheinbaren) Widersprüchlichkeiten der Merkmalsverteilungen wurde bereits oben hingewiesen.

Die weißen Nachkommen in der F_2 springen weniger und schnuppern mehr als ihre grauen Geschwister. Auch zeigen die Parameter der Fortbewegungsart und des Sitzens (siehe oben) sowie die der Latenzzeiten (Schäfer 1982) Entsprechungen zwischen den Individuen der zweiten Filialgenerationen und den ihnen jeweils gleich gefärbten Parentalstämmen. Hingegen sind die Gruppen wF_2 und gF_2 bezüglich ihrer Bewegungsaktivität gleich. Allerdings gibt Fuller (1967) hier einen Unterschied an, berichtet jedoch von gleichen Aktivitäten beider Gruppen im Laufrad. Nun ist zu bedenken, daß die Pigmentlosigkeit der Albinos auch Schutzlosigkeit gegenüber Strahlung bedeutet, hohe Lichtintensitäten entsprechend für Albinos aversive, mit Verharren beantwortete Stimuli darstellen und Unterschiede in der Bewegungsaktivität zwischen grauen und weißen Formen durch die Anwendung von Rotlicht egalisiert werden können (Fuller und Thompson 1978). Bezüglich erhöhter Streßanfälligkeit der Albinos schließt z. B. Fuller (1967) durchaus auf eine Kopplung des Locus für Albinismus mit verhaltensbestimmenden Loci. Aus (bislang unveröffentlichten) vergleichenden Untersuchungen des Labyrinthlernens grauer und weißer Stämme ist auch dem Verfasser eine solche erhöhte Streßsensibilität der Albinos bekannt, die durchaus zu Todesfällen führen kann. Ob die erhöhten Kot- und Urinwerte der Albinos streß- oder lediglich stoffwechselbezogen sind, wäre differenziert zu prüfen.

Der primäre Geneffekt der Pigmentlosigkeit liegt jedenfalls im Mangel an Phenoloxydase (Tyrosinase), der das Ausbleiben der Melaninbildung zur Folge hat. Auch wird die Aktivität der Dopa-Oxydase gesenkt und damit die Noradrenalin-Bildung beeinflußt. Beziehungen zu Streß- und anderen Verhaltensreaktionen sind zu vermuten. Allerdings sind die zentralnervösen Auswirkungen der genannten Veränderungen bislang nicht aufgedeckt worden (Karlson 1967; Fuller 1967; Fuller und Thompson 1978).

Domestizierte Formen zeigen allgemein in höherer Frequenz Abwandlungen der Pigmentierung und Albinismus, da die fitnessmindernde Auffälligkeit bei Übernahme in den Hausstand bedeutungslos wird. Geringere Erregbarkeit (auch in den wF_2-Gruppen im open-field erkennbar) und reduziertes Fluchtverhalten sind geradezu züchterisch erwünscht, die künstliche Selektion wird also Genfrequenzen dieser Wirkungen erhöhen. So deutet etwa Hemmer (1978) auch die gering ausgeprägte Tagesperiodik weißer Mäuse gegenüber pigmentierten und Wildformen als Haustiermerkmal im Sinne erwünschter permanenter Aktivierbarkeit. DeFries et al. (1978) berichten schließlich über Selektionswirkungen auf hohe bzw. niedrige Aktivität über 30 Generationen: die auf niedrige Aktivität gezüchteten Linien bestanden ab der 8. bzw. 23. Generation nur noch aus Albinos. Ob hierin direkte Genwirkungen des Albinismus-Locus, Gen-Kopplungen im weiteren Sinne oder Parallelerscheinungen der inzuchtbedingten Homozygotie-Steigerung zu sehen sind, ist einstweilen nicht entscheidbar.

Da Gefangenschaft, Haltungs- und Zuchtbedingungen im Labor durchaus Verhalten zu ändern vermögen, muß natürlich allgemein nach der Zulässigkeit des Vergleichs weißer und grauer Formen im Sinne des Gegensatzes „domestiziert-wild" gefragt werden. Nach Smith und Connor (1978) ergaben sich beim Verhaltensvergleich „wilder" Mäuse der 3. und der 13. gezüchteten Generation keine Änderungen, die nicht auch in mindestens einem

Stamm parallel gehaltener Inzuchtstämme auftraten. Laborhaltung vermag also heterozygote Wildpopulationen über zahlreiche Generationen genetisch stabil und gegenüber freilebender Vorfahren identisch zu halten. Untersuchungen an frischen „Wildfängen" sind wegen der Stressoren der Gefangenschaft und des Eingewöhnungsprozesses auf keinen Fall sinnvoll.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit weisen die grauen Mäuse als Individuen aus, die einen größeren Teil der Versuchsdauer bewegungslos sitzend verbringen, in der übrigen Zeit jedoch höhere Mobilität, Springen und intensivere Beschäftigung mit dem Becher zeigen als weiße Mäuse. Diese schnuppern mehr und sind fast ständig aktiv, erreichen jedoch durch ihre kontinuierlich-verzögernde Fortbewegungsart ein geringeres Mittel zurückgelegter Strecken sowie erhöhte Putzfrequenzen. Die hier untersuchten grauen Tiere ordnen sich dabei durchaus dem Typus einer Wildart zu, auch wenn einschränkend die kommensale Hausmaus eher als Zwischenstadium zwischen Wild- und Haustier mit zu berücksichtigendem Verhaltenspolytypismus anzusehen ist (Frick und Nord 1963; Plomin und Manosevitz 1974). Wildtiere sind allgemein durch hohe Fluchttendenz (Hediger 1938) zu charakterisieren, für die unter starkem Feinddruck stehenden Muriden gilt dies besonders. So ergibt sich für die freilebende Maus die grundsätzliche Ambivalenz zwischen kryptischem Verhalten und der Notwendigkeit, neue Territorien und Nahrungsquellen durch Exploration unter Aufgabe der Deckung zu erschließen. Das aktive Erkunden wird dabei immer wieder von Deckungssuche und Verharren (bewegungsloses Sitzen in gespannter Aufmerksamkeit) unterbrochen (Brock 1934; Schleidt 1951). Die Vertrautheit mit der zunächst unbekannten Umgebung wird dabei durch Markierungsverhalten gesteigert (Eibl-Eibesfeldt 1958). Entsprechend betont die „Zwei-Faktoren-Theorie" nach Montgomery (zit. in Russell 1973) die Ambivalenz zwischen Erkundungs-„Trieb" und „Furcht", als deren Resultierende das Ausmaß der Explorationsaktivität erscheint. In dieser Situation unterbleiben andere Verhaltensweisen, wie z. B. Komfortverhalten. Individuen ohne genetische Fixierung der geschilderten angepaßten Strategien erfahren „automatisch" Fitnessminderungen, wenn etwa Feindvermeidung erst gelernt werden müßte.

Demgegenüber zeigt die weiße Maus deutliche Verluste kryptischer Reaktionen („Sitzen", „erstarrtes Sitzen"), Zunahme des Komfortverhaltens („Putzen") bei schneller Habituation („Gewöhnung") und hohe Schnupperraten zur Kompensation der größeren Unbeweglichkeit als Folge der Größen- und Gewichtszunahme. Die Ursache der letzteren Eigenschaft ist dabei durch Verhaltensprotokolle am normalen Haltungskäfig mit unbegrenztem Futtervorrat leicht zu ermitteln. Die weißen Tiere der Parentalgeneration fressen ganz einfach mehr und länger als graue Formen. Bemerkenswert ist, daß andererseits weiße Tiere der F_2 sich gewichtsmäßig nicht mehr von ihren grauen Geschwistern unterscheiden und alle Filialgenerationen etwa intermediär (nach ihren Gewichtsdaten, s. Schäfer 1982) zwischen den Eltern liegen. Als Kuriosum sei angemerkt, daß F_1-Hybriden nicht nur etwa halb so viel wie graue Tiere springen, sondern – bedingt durch ihr höheres Gewicht – auch nur halb so hoch!

Prüft man die Verteilung von Merkmalen, die signifikante Unterschiede zwischen Filial- und Parentalgenerationen erkennen lassen, so entfallen 56,8 % auf Unterschiede zu den weißen Eltern. Pauschal erscheinen demnach Hybriden den grauen Stammformen ähnlicher. Die Zuordnung wird allerdings mit zunehmender Hybridisierung (F_2!) auch zunehmend uneinheitlicher. Verhaltensmuster beider Elterngruppen treten in Mischung und „widersprüchlichen" Kombinationen („Springen" + „klebendes Laufen") auf, wobei die Streuung der Gesamt-F_2 im Bereich der *w*-, *g*- und F_1-Gruppen bleibt. Auf angedeutete Zweigipfligkeiten kann bislang nicht eingegangen werden. Bei der einleitend angesprochenen Alternative, ob „Wildheit" auf wenige dominante Gene rückführbar ist oder vielmehr ein multifaktorielles Charakteristikum darstellt, muß zweifellos letzterer Möglichkeit der Vorzug gegeben werden. Der Nachweis der genetischen Fixierung von Anteilen des Erkundungsverhaltens gelingt gerade mittels des Nachweises gesteigerter Heterozygotie in

den Filialgenerationen. Die relativ beliebige Kombinierbarkeit der Verhaltensmerkmale weist dabei den experimentellen Ansatz nicht als Nachweismöglichkeit starrer Kopplungen an den Albinismus aus, sondern vielmehr als Vergleichsmöglichkeit eines stärker domestizierten Stammes (der „zufällig" weiß ist) mit einem Stamm, der Wildformeigenschaften unter kurzzeitiger Laborhaltung bewahrte.

Im Vergleich erweisen sich zahlreiche Komponenten des Explorationsverhaltens entsprechend ihrem Stellenwert unter natürlichen Bedingungen als genetisch fixiert. Eine höhere Differenziertheit der Verhaltensanalyse bewirkt jedoch, daß „Wildtierverhalten" als komplexes Mosaik erscheinen muß, für dessen einzelne Meßwerte und Parameter sich durchaus „Erbgänge" vorschlagen lassen, die jedoch höchst unterschiedlich sind. Dies gilt sogar für den Vergleich von Meßwerten eines Verhaltensmusters, wenn dieses nach „Dauer als Anteil der Gesamtzeit", „Dauer pro Aktivitätszeit" oder „mittlerer Dauer" definiert und quantifiziert wird. Folglich wird eine Verhaltensweise nicht durch ein Gen bestimmt, vielmehr entscheiden komplexe Steuerungs- und Regelmechanismen in Interaktionen von Genen und Umwelt (passende Reizkonfiguration) darüber, ob, wie häufig, wie lange und mit welchen mittleren Anteilen an einer übergeordneten Sequenz ein Verhaltensmuster zu Tage tritt.

Unter Verwendung der im Ergebnisteil aufgelisteten unterschiedlichen Merkmalsverteilungen in den Parental- und Filialgenerationen (Vergleich von *w*, *g*, F_1 und F_2) gibt Tab. 2

Tabelle 2

Zusammenfassender Versuch, aus signifikanten quantitativen Beziehungen und Unterschieden zwischen den Gruppen und ihren Verhaltensparametern „Erbgänge" von Komponenten des Explorationsverhaltens zu postulieren

Heterosis kennzeichnet dabei eine relativ zu beiden Elternteilen stärkere Merkmalsausprägung der Hybridengenerationen; s. Bresch, Hausmann 1970 u. a. Zur näheren Erläuterung der Parameter s. Kap. Material und Methode, Schäfer 1982

Parameter	Beziehungen zwischen den Gruppen						Erbgang
	w:g	w:F_1	w:F_2	g:F_1	g:F_2	F_1:F_2	
A	=	<	<	<	<	=	Heterosis
A/Akt	=	<	<	<	<	>	
t/A	=	<	<	<	<	>	
Sch + A/Akt	=	=	=	=	<	=	
Kot	=	=	=	=	<	=	
P	>	>	>	<	<	=	intermediär
Akt	>	>	>	<	<	=	
Sit	<	<	<	>	>	=	
F/akt.min	<	<	<	>	>	=	
Sch	>	>	>	=	<	<	partiell dominant
t/Sit	<	<	<	=	>	=	
Bew/Akt	<	<	=	>	>	=	
t/Sch	>	>	>	=	=	=	dominant-rezessiv
t/P	>	>	>	=	=	=	
P/Akt	>	>	>	<	=	=	
Sch + A	>	=	=	<	<	=	
t/Ges	<	=	=	>	>	=	
a.B./Akt	<	=	<	=	=	=	
Sp	<	<	<	=	=	=	
t/Akt	=	>	>	=	=	=	?
F/bew.min	=	<	<	=	=	=	

abschließend Denkmöglichkeiten unterschiedlicher „Erbgänge" einzelner Verhaltensparameter wieder.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau CLAUDIA RÖTER für die im Rahmen ihrer Diplom-Schrift im Fachbereich Biologie, Frankfurt, geleistete Mitarbeit sowie Frau MARGOT NAUMANN für die tierpflegerische Betreuung.

Zusammenfassung

Die Explorationsstrategien von weißen und grauen Hausmaus-Stämmen sowie zwei Hybrid-Filialgenerationen wurden im „open-field-Verfahren" nach zahlreichen Verhaltensparametern quantifiziert und verglichen.

Graue und weiße Stammformen erwiesen sich als trennbar, wobei die Erkundungsstrategien der grauen Tiere durch höhere Anteile erstarrten Sitzens im Wechsel mit hoher Mobilität und Sprungversuchen als unverändert angepaßt an selektive Anforderungen des natürlichen Biotops charakterisiert werden konnten.

Hingegen waren die weißen Tiere durch Verlust kryptischer Verhaltensanteile sowie verzögernde Bewegungsabläufe unter hoher Schnupperaktivität gekennzeichnet.

Die Filialgenerationen erwiesen sich zunehmend durch erhöhte Heterozygotie (gegensätzliche Merkmalskombinationen aus dem Verhaltensrepertoire beider Elternteile) charakterisiert. Kopplungen zur reziproken Geschlechtskombination der Elterntiere oder zur Pigmentierung wurden diskutiert und weitgehend ausgeschlossen. Vielmehr ergab die Auflösung der Verhaltensabläufe unterschiedliche Möglichkeiten der Vererbbarkeit, wobei Unterschiede auch innerhalb einer Verhaltensweise deren unterschiedliche Meßparameter betreffen konnten.

So erscheinen Anteile des Explorationsverhaltens von *Mus musculus* genetisch fixiert, die eindeutig multifaktorielle Bestimmtheit erlaubt jedoch keine Zuordnung von „Wildheit" versus „Domestikation" zu wenigen dominant-rezessiven Mechanismen, wie dies in der Vergangenheit mehrfach für Stämme der Hausmaus postuliert wurde.

Literatur

BROADHURST, P. L. (1961): Analysis of Maternal Effects in the Inheritance of Behaviour. Anim. Behav. **9**, 129–141.

BROCK, F. (1934): Jahrmarktsdressuren wilder Mäuse als Grundlage einer wissenschaftlichen Verhaltensanalyse. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Suppl. Bd. 7, 235–246.

DEFRIES, J. C.; THOMAS, E. A.; HEGMANN, J. P.; WEIR, M. W. (1967): Open-Field Behaviour in Mice: Analysis of Maternal Effects by Means of Ovarian Transplantation. Psychol. Sci. **8**, 207–208.

DEFRIES, J. C.; GERVAIS, M. C.; THOMAS, E. A. (1978): Response to 30 Generations of Selection for Open-Field Activity in Laboratory Mice. Behav. Genetics **8**, 3–14.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: KÜKENTHAL, Hb. Zool. **8** (10), 13, 1–88.

FRICK, H.; NORD, H. J. (1963): Domestikation und Hirngewicht. Anat. Anz. **113**, 307–316.

FULLER, J. L. (1967): Effects of the Albino Gene upon Behaviour of Mice. Anim. Behav. **15**, 467–470.

FULLER, J. L.; THOMPSON, W. R. (1978): Foundations of Behavior Genetics. Saint Louis: Mosby Comp.

HEDIGER, H. (1938): Tierpsychologie und Haustierforschung. Z. Tierpsychol. **2**, 29–46.

HEMMER, H. (1978): Zusammenhänge zwischen Fellfarbe und Ausprägung des Aktivitätsrhythmus bei Labormäusen und wilden Hausmäusen. Säugetierkdl. Mitt. **26**, 256–259.

KARLSSON, P. (1967): Kurzes Lehrbuch der Biochemie. Stuttgart: Thieme.

LACHENBRUCH, P. A. (1976): Analysis of Data with Clumping at Zero. Biometr. Zeitschr. **18**, 351–356.

MONEY, J.; EHRHARDT, A. (1976): Männlich-weiblich. Die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. rororo-Sexologie. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt Taschenbuch Verlag.

PLOMIN, R.; MANOSEVITZ, M. (1974): Behavioral Polytypism in Wild *Mus musculus*. Behav. Genetics **4**, 145–157.

PRICE, E.; LOOMIS, S. (1973): Maternal Influence on the Responses of Wild and Domestic Norway Rats to a Novel Environment. Develop. Psychobiol. **6**, 203–208.

RUSSELL, P. A. (1973): Relationships between Exploratory Behaviour and Fear: A. Review. Br. J. Psychol. **64**, 417–433.

SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik, Statistische Methoden und ihre Anwendung. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

SCHÄFER, M. W. (1982): Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (*Mus musculus domesticus* Rutty). I. Methodik, Datenzuordnung und Einflüsse des sozialen Umfeldes. Z. Säugetierkunde **47**, 149–162.

SCHLEIDT, W. M. (1951): Nest und „Zuflucht" bei Mäusen. Z. Tierpsychol. **8**, 137–140.

Smith, R. H.; Connor, J. L. (1978): Behavioral Effects of Laboratory Rearing in Wild *Mus musculus*. Behav. Biol. **24**, 387–392.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. M. Walter Schäfer, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt a. M.

Chromosomal forms of the mole rat *Microspalax* from Greece and Turkey

By Eva Giagia, I. Savić and B. Soldatović

Zoological Laboratory, University of Patras, and Institute for Biological Research "Siniša Stanković", University of Belgrade

Receipt of Ms. 29. 1. 1982

Abstract

The karyotype of several populations from different regions of Greece and Turkey was analysed. On the basis of the analysis, the existence of five different karyotypes is recorded: *Microspalax leucodon makedonicus* with 2n = 52 and NF = 86, *M. l. epiroticus* 2n = 56 and NF = 84, *M l. hellenicus* 2n = 58 and NF = 88, *M. l. turcicus* 2n = 56 and NF = 78 and the newly described karyotype from the western part of Asia Minor and from the island of Lesbos (probably *M. nehringi anatolicus*) with 2n = 38 and NF = 74.

It is interesting to note that the karyotype of the population Polychnitos from the Aegean island of Lesbos is identical to the karyotype of the populations Havran and Selçuk from the western part of Asia Minor.

Although there are great differences in respect of the number of chromosomes between the Asian and Aegean populations *M. nehringi anatolicus* on the one hand, and the population *M. leucodon turcicus* on the other, it can be assumed on the basis of the NF value and the number of subacrocentric chromosomes that these two karyotypes are phylogenetically closely linked.

Introduction

Karyotype studies of the populations of the complex species *Microspalax leucodon* (Nordmann, 1840) from south-eastern Europe reveal obvious chromosome polymorphism. Several different karyotypes from this region have been described until now. Their diploid chromosome number vary from 46 to 58, while their NF ranges from 76 to 98 (Savić and Soldatović 1979a; Peshev 1980).

The first karyological analyses of mole rat populations in Greece were made by Savić and Soldatović (1978, 1979a) and Savić (1981). They recorded two new karyotypes: *M. l. epiroticus* (the population of Lefkothea) and *M. l. hellenicus* (the population of Hag. Spyridon).

Karyotype studies of the mole rat in Turkey were initiated by Soldatović and Savić (1978) and Savić and Soldatović (1979a, b). They described the karyotype *M. l. turcicus* in two populations in Balkan Turkey (the Çorlu and Karaevli populations). Another karyotype was discovered in Turkey in two populations in western Asia Minor (the Havran ans Selçuk populations), most probably belonging to the species *M. nehringi* (*M. n. anatolicus* Méhely, 1909). Since the karyotype of these latter two populations was only analysed in the female however, the sex chromosomes could not be determined.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4704-0231 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 47 (1982) 231–236

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7